

Considerações Acerca da Filogenia de Trichoptera Kirby 1813: da Análise dos Dados para as Hipóteses ou dos Cenários para os Dados

Adolfo Ricardo Calor

Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Depto. de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução, Laboratório de Entomologia Aquática e-mail: tricopteros@gmail.com . Agências de fomento: CNPQ e FAPESP

EntomoBrasilis 2(1): 01-10 (2009)

Resumo. Trichoptera compreendem a maior ordem de insetos estritamente aquáticos e constitui a maior proporção da comunidade dos macroinvertebrados bentônicos, com uma fauna mundial em torno de 13.000 espécies descritas para os ecossistemas dulcícolas, além de algumas espécies marinhas da família Chathamidae, encontradas na Nova Zelândia e Austrália. Nos últimos 40 anos, várias hipóteses da filogenia de Trichoptera têm sido propostas, algumas com amostragens taxonômicas bastante restritas (outras mais completas), algumas com polarização dos caracteres baseada em cenários evolutivos pré-estabelecidos (outras com métodos mais objetivos), algumas apenas com dados morfológicos (outras utilizando dados de diferentes fontes, como morfológicos, moleculares, etológicos) e, por fim, algumas propostas oriundas de análises utilizando máxima parcimônia ou algoritmos bayesianos. O objetivo deste artigo é integrar o conhecimento acerca da filogenia de Trichoptera a fim de construir um panorama elucidativo da atual situação deste táxon e, conseqüentemente, fornecer a estrutura conceitual para o desenvolvimento de trabalhos futuros acerca da filogenia de Trichoptera.

Palavras-Chave: Cladística, Filogenia, Revisão, Trichoptera

Considerations on Phylogeny of Trichoptera Kirby 1813: From Data Analyses to Hypotheses or from Scenarios to Data

Abstract. Trichoptera are the major order among the aquatic insects and constitute a large proportion of benthic macroinvertebrate community. There are about 13000 described species of caddisflies in the world from freshwater ecosystems, and some marine species of Chathamidae from New Zealand and Australia. In the last 40 years, several different hypotheses of Trichoptera's phylogeny have been proposed, some analyses with reduced taxon sampling (other analyses with more complete data basis), some analyses with character polarization based in *a priori* evolutionary scenarios (other with more objective methods), some analyses using only morphological data (other using different data sources as morphology, molecular, ethological data), and some proposals from analyses using maximum parsimony or using Bayesian algorithms. The aim of this paper is integrate the taxonomical knowledge of phylogeny of Trichoptera to building an elucidative landscape and, consequently, to frame the conceptual structure to the development of the future phylogenetic works on Trichoptera systematics.

Key words: Cladistics, Phylogeny, Review, Trichoptera.

Trichoptera Kirby 1813 compreendem a maior ordem de insetos estritamente aquáticos (NEBOISS 1991) e constitui a maior proporção da comunidade dos macroinvertebrados bentônicos, com uma fauna mundial em torno de 13.000 espécies descritas para os ecossistemas dulcícolas (HOLZENTHAL *et al.* 2007a, 2007b), além de algumas espécies marinhas da família Chathamidae, encontradas na Nova Zelândia e Austrália (NEBOISS 1991).

O táxon é um importante componente dos ecossistemas dulcícolas, participando da transferência de energia e nutrientes através de todos os níveis tróficos (WIGGINS 1996). A elevada diferença de susceptibilidade de várias espécies a poluentes e outros tipos de distúrbios ambientais, além das características supracitadas, dá ao grupo grande importância em programas de monitoramento biológico (ROSS 1967, ROSENBERG & RESH 1993, MORSE 1997). Tal prática, entretanto, não tem sido muito efetiva na região Neotropical devido, em parte, à ausência de estudos taxonômicos, mas também pela falta de um índice preestabelecido. Para que protocolos de biomonitoramento possam ser implementados, a identificação da fauna desses insetos deve ser realizada *a priori*.

Para a região Neotropical, foram descritas 2.196 espécies de tricópteros (FLINT *et al.* 1999a), sendo que apenas cerca de

400 espécies com ocorrência registrada para o Brasil (CALOR 2007). É propagado que haja pelo menos mais de 300 novas espécies a serem descritas, depositadas em museus no Brasil e, principalmente, no exterior. A previsão está baseada no material armazenado nas coleções, além da simples comparação com outras áreas da região Neotropical (*e.g.* Costa Rica apresenta 463 espécies descritas).

Na filogenia de Insecta, o posicionamento de Trichoptera tem alta estabilidade como grupo-irmão de Lepidoptera, desde os trabalhos de TILLYARD (1935) e ROSS (1967), passando por análises filogenéticas como HENNIG (1969; 1981), KRISTENSEN (1991), WHEELER *et al.* (2001) e KJER (2004), entre tantos outros (para revisão veja MORSE 1997). O clado Amphiesmenoptera (Trichoptera + Lepidoptera) tem mais de 20 sinapomorfias (21 com dados morfológicos apenas em KRISTENSEN 1984) e a adição de novos dados vem aumentando a lista de homologias. O caráter bastante notável na cladogênese de Amphiesmenoptera é a permeabilidade da parede da casa da pupa, sendo a parede semipermeável uma sinapomorfia de Trichoptera, o que provavelmente capacitou o ancestral de Trichoptera a invadir o ambiente aquático e fez da ordem a primeira, entre os Holometabola, a apresentar estágio pupal aquático.

Em relação aos sistemas classificatórios, os tricópteros são tradicionalmente organizados em quatro subordens: Protomeropina (=Permotrichoptera, segundo ESKOV & SUKATCHEVA 1997), Annulipalpia, Spicipalpia e Integripalpia. Protomeropina é composta de táxons fósseis (Permiano) e de posicionamento bastante controverso, algumas vezes, considerados representantes de *Amphiesmenoptera stem group* outras de grupos mais distantes filogeneticamente (MORSE 1997). Entretanto, como veremos adiante, a maioria dos trabalhos que versam sobre a filogenia de Trichoptera não inclui os Protomeropina nas análises e, portanto, atualmente a classificação de Trichoptera é simplificada para três subordens (Annulipalpia, Spicipalpia e Integripalpia), sendo que Spicipalpia quase sempre aparece como um grupo parafilético (HOLZENTHAL *et al.* 2007a, 2007b; KJER *et al.* 2001, 2002).

MATERIAL E MÉTODOS

Como todo trabalho revisional que objetiva retratar o estado atual do conhecimento, este tem seu início na exploração da literatura primária, mas sempre que trabalhos mais abrangentes ou revisões haviam sido propostos, esses também foram analisados. Os dados da literatura, sempre que possível, foram confrontados com a análise do material biológico.

O material analisado se resume às amostras (exemplares das principais famílias) dos espécimes depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP), na Coleção Entomológica do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), no Insect Museum, University of Minnesota, USA (UMSP) e na Coleção do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), além do material coletado durante o desenvolvimento do projeto BIOTA-FAPESP “Levantamento e biologia de Insecta e Oligochaeta aquáticos de sistemas lóticos do Estado de São Paulo”, sob coordenação do Dr. Claudio Froehlich (processo 03/10517-9), cujo destino final será principalmente o MZSP.

Com o advento da sistemática filogenética (HENNIG 1950, 1966), houve grande mudança na prática da sistemática biológica ao passo que a aplicação de uma nova estrutura conceitual (centrada em grupos monofiléticos) modificou os métodos de elaboração de sistemas classificatórios. Tal metodologia permitiu o discernimento entre os caracteres que têm sinal filogenético e, portanto, podem ser utilizados para reconstruir a história evolutiva dos táxons (e propor novos táxons), e aqueles caracteres que trazem ruído para a inferência filogenética (homoplasias). Desta forma, tornou-se possível inferir filogenias através do estudo e análise de caracteres biológicos, distinguindo o sinal filogenético (sinapomorfias) do ruído proveniente de evolução convergente ou paralela.

A estrutura conceitual hennigiana, aprimorada por décadas de discussão se transformou em um arsenal metodológico que permitiu maior objetividade e repetibilidade nas inferências filogenéticas e, conseqüentemente, na proposição de novos táxons ou classificações. Táxons estes representativos da história do grupo de estudo, pois apenas grupos monofiléticos são considerados válidos.

Em relação à sistemática de Trichoptera, apesar de vários táxons remanescentes da sistemática clássica, já há trabalhos que aplicaram os conceitos hennigianos na elaboração das classificações (*e.g.* MORSE 1981, KJER *et al.* 2001, 2002). No entanto, em alguns artigos houve depreciação de critérios metodológicos o que pode ter influenciado sobremaneira os resultados obtidos, o que será discutido adiante.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Segundo MORSE (1997), a vitalidade da discussão filogenética na tricopterologia, especialmente após 1967, é evidente pela alta qualidade e elevado número de publicações, ainda que tenha havido uma contínua divergência de opiniões sobre o posicionamento e a monofilia dos táxons. Entretanto, os

nomes e a composição dos táxons (Annulipalpia e Integripalpia) atualmente em discussão remontam aos trabalhos de ULMER (1912) e, principalmente, de MARTYNOV (1924).

ULMER (1912) dividiu Trichoptera em três grandes grupos, dois dos quais sendo Integripalpia (como considerado hoje) e Annulipalpia, neste último foram colocados Hydroptilidae e Rhyacophilidae como ramos basais.

A classificação dos Trichoptera feita por MARTYNOV (1924) incluiu 16 famílias, sendo estas dispostas em duas subordens: Annulipalpia e Integripalpia. Annulipalpia apresentou Rhyacophilidae, Hydroptilidae, Philopotamidae, Stenopsychidae, Polycentropodidae, Psychomiidae, Arctopsychidae e Hydropsychidae, enquanto Integripalpia era composto por Calamoceratidae, Odontoceridae, Molannidae, Leptoceridae, Phryganeidae, Limnephilidae, Beraeidae e Sericostomatidae. Este sistema classificatório foi aceito por vários autores, entre os quais MILNE & MILNE (1939), LEPNEVA (1966) e ULMER (1957).

ROSS (1956, 1967) altera a classificação de Martynov principalmente pela transferência de Rhyacophilidae, Glossosomatidae e Hydroptilidae para a subordem Integripalpia, além de reconhecer três superfamílias: Hydropsychioidea, Rhyacophiloidea e Limnephiloidea. ROSS (1967) transferiu Rhyacophiloidea (incluindo Hydrobiosinae) para Integripalpia, por possuírem larvas com parte do terço IX esclerosado e uma configuração peculiar do prosterno dos adultos.

SCHMID (1980), por sua vez, propõe outro sistema classificatório para Trichoptera, residindo a grande diferença, em relação ao de ROSS (1967), na monofilia e posicionamento de Rhyacophiloidea. Para SCHMID (1980), Rhyacophiloidea é um táxon monofilético e incluso em Annulipalpia. Posicionamento este defendido posteriormente por WEAVER (1984), com base em vários caracteres morfológicos e comportamentais de larvas e fêmeas.

Perante as duas hipóteses conflitantes, WEAVER (1984) reinterpreta os dados levantados nos trabalhos anteriores, além de adicionar dados desde a base de Holometabola, passando por Neuropterida, Hymenopterida, Panorpidia e Amphiesmenopterida. Assim, este autor divide os Trichoptera em duas novas subordens, Vericloacia e Dicloacia. Cada subordem formada por dois grupos irmãos (infraordens). Vericloacia contendo Spicipalpia e Curvipalpia, enquanto Dicloacia é formada por Plenitentoria e Brevitentoria (Quadro 1).

Se comparados os sistemas classificatórios de ROSS (1956), SCHMID (1980) e WEAVER (1984), há maior consenso entre os dois últimos autores. A classificação apresentada no Quadro 2 (modificada de WEAVER & MORSE 1986) indica os nomes dos dois autores, enfatizando as similaridades e diferenças de seus sistemas.

A partir da síntese das hipóteses de parentesco anteriormente descritas, WEAVER & MORSE (1986) propuseram uma seqüência evolutiva para o comportamento de construção de casas/refúgios (Figura 1) e para as estratégias alimentares (Figura 2) das larvas de Trichoptera.

A hipótese acima contraria as idéias apresentadas por ROSS (1967), pois discorda que os hábitos coletores-filtradores (*e.g.* Philopotamidae) ou predadores (*e.g.* Rhyacophilidae) foram o estado ancestral das estratégias alimentares das larvas de Trichoptera. Os primeiros tricópteros foram provavelmente detritívoros, vivendo em ambiente lêntico ou lótico-deposicional (*hydropsammon zone*), provavelmente frio (WEAVER & MORSE 1986).

A hipótese filogenética de WEAVER & MORSE (1986) coloca os estados “larvas de vida-livre” e/ou “construtoras de redes” como apomórficos e não como constituintes do *Bauplan* de Trichoptera, como hipotetizou ROSS (1967). Os diferentes comportamentos de construção da casas/refúgios/redes evoluíram independentemente e não como uma única série de transformação (WEAVER & MORSE 1986).

Em 1989 tem início uma série de artigos e réplicas (WIGGINS & WICHARD 1989, WEAVER 1992a, b, WIGGINS

Quadro 1. Classificação de Trichoptera sensu WEAVER (1984).

Ordem Trichoptera Kirby 1813	
Vericloacia	Dicloacia
Spicipalpia	Plenitentoria
Hydroptiloidea	Phryganoidea
Glossosomatidae	Phryganeidae
Hydroptilidae	Prhyganopsychidae
Rhyacophiloidea	Limnephiloidea
Rhyacophilidae	Limnephilidae
Hydrobiosidae	Uenoidae
Curvipalpia	Oeconesidae
Philopotamoidea	Lepidostomatidae
Stenopsychidae	Brachycentridae
Philopotamidae	Brevitentoria
Hydropsychoidea	Tasimiidae
Hydropsychidae	Sericostomatoidea
Psychimyiidae	Sericostomatidae
Xiphocentronidae	Anomalopsychidae
Dipseudopsidae	Beraeidae
Ecnomidae	Calocidae
Polycentropodidae	Chathamidae
	Conoesucidae
	Helicophidae
	Helicopsychidae
	Leptoceroidea
	Leptoceridae
	Limnocentropodidae
	Plectrotarsidae
	Philorheithridae
	Odontoceridae
	Calamoceratidae
	Molannidae

Quadro 2. Comparação entre os sistemas classificatórios propostos por MARTYNOV (1924) e WEAVER (1984).

Ordem Trichoptera Kirby 1813	
Subordem Annulipalpia Martynov 1924 (= Vericloacia Weaver 1984)	Subordem Integripalpia Martynov 1924 (= Dicloacia Weaver 1984)
Infraordem Spicipalpia Weaver 1984 (= Rhyacophiloidea de SCHMID 1980)	Infraordem Plenitentoria Weaver 1984 (= Limnephiloidea de SCHMID 1980)
Hydroptiloidea Stephens 1936	Phryganoidea Leach 1815
Glossosomatidae	Phryganeidae
Hydroptilidae	Prhyganopsychidae
Rhyacophiloidea Stephens 1936 s. s.	Limnephiloidea Kolenati 1848 s. s.
Rhyacophilidae	Limnephilidae
Hydrobiosidae	Uenoidae
Infraordem Curvipalpia Weaver 1984 (= Hydropsychoidea de SCHMID 1980)	Oeconesidae
Philopotamoidea Stephens 1936	Lepidostomatidae
Stenopsychidae	Brachycentridae
Philopotamidae	Infraordem Brevitentoria Weaver 1984 (=Leptoceroidea de SCHMID 1980)
Hydropsychoidea Curtis 1835 s. s.	Tasimiidae
Hydropsychidae	Sericostomatoidea Stephens 1936 s. s.
Psychimyiidae	Sericostomatidae
Xiphocentronidae	Anomalopsychidae
Dipseudopsidae	Beraeidae
Ecnomidae	Calocidae
Polycentropodidae	Chathamidae
	Conoesucidae
	Helicophidae
	Helicopsychidae
	Leptoceroidea Leach 1815 s. s.
	Leptoceridae
	Limnocentropodidae
	Plectrotarsidae
	Philorheithridae
	Odontoceridae
	Calamoceratidae
	Molannidae

1992), que discutem a filogenia de Trichoptera com certa ênfase nos caracteres de pupação. WIGGINS & WICHARD (1989) inauguram a série com uma proposta que organiza os Trichoptera em três subordens: Annulipalpia s.s. Ross (= Curvipalpia Weaver), Integripalpia Martynov e Spicipalpia, esta originalmente proposta por WEAVER (1984) como infraordem de Integripalpia (Figura

3). WIGGINS & WICHARD (1989) incluíram quatro famílias em Spicipalpia (Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae e Hydroptilidae), sendo os caracteres “seda semipermeável” e “casa da pupa fechada” provavelmente herdados do *Bauplan* de Trichoptera. A hipótese de WIGGINS & WICHARD (1989) está em acordo com as idéias apresentadas por ROSS (1967), já

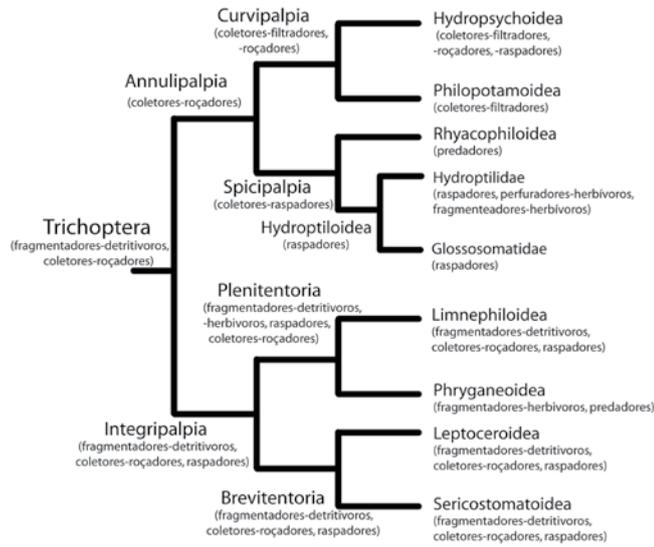


Figura 1. Filogenia dos grandes clados de Trichoptera (modificada de WEAVER 1984) com as informações de estratégias alimentares das larvas como descritas por WEAVER & MORSE (1986).

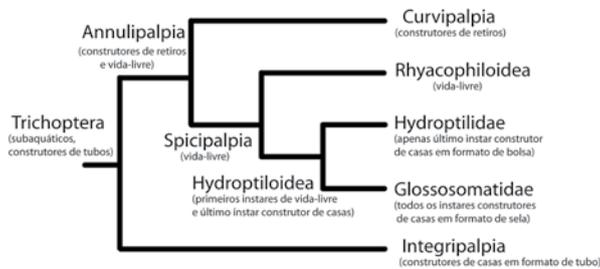


Figura 2. Filogenia dos grandes clados de Trichoptera (modificada de WEAVER 1984) com as informações de comportamento de construção de casas/retiros como descritas por WEAVER & MORSE (1986).

o estado “predadores” (*e.g.* Rhyacophilidae) pode ser o estado ancestral das estratégias alimentares das larvas Trichoptera, contrariando, por consequência a proposta de que os primeiros tricópteros foram provavelmente detritívoros de WEAVER & MORSE (1986).

Na seqüência de publicações e respostas, WEAVER (1992a) fez uma forte crítica às premissas e inferências de WIGGINS & WICHARD (1989). A proposta de WIGGINS & WICHARD (1989), como descrita na Figura 4, assume a premissa de casa pupal semipermeável como estado ancestral em Trichoptera e a partir desta pressuposição polariza os demais caracteres, sem referência ao estado de caráter do grupo-externo. Desta forma, Integripalpia e Annulipalpia são tratados como grupos-irmãos com base no caráter casas pupais permeáveis, o que foi denominado “*permeable cocoon hypothesis of Wiggins & Wichard*” por WEAVER (1992a).

Cenários evolutivos, como o proposto por WIGGINS & WICHARD (1989), são insuficientes para deduzir hipóteses filogenéticas, sem rigoroso teste de uma análise cladística (CARPENTER 1988). Como pontuado por WEAVER (1992a), WIGGINS & WICHARD (1989) sobrevalorizaram as suas explicações de valor adaptativo das estruturas de casas das pupas em contraposição à análise de todos os caracteres. A ênfase dada por WIGGINS & WICHARD (1989) na interpretação de um processo evolutivo dita o padrão filogenético ao invés do cladograma ser usado para testar algum cenário evolutivo.

As críticas de WEAVER (1992a) emergem, sobretudo, da metodologia hennigiana e do princípio da parcimônia, visto que o falseamento de uma hipótese de parentesco (cladograma) deve ser feito pela reanálise (reinterpretação e/ou aumento do tamanho da matriz de dados) da base de dados existente e não

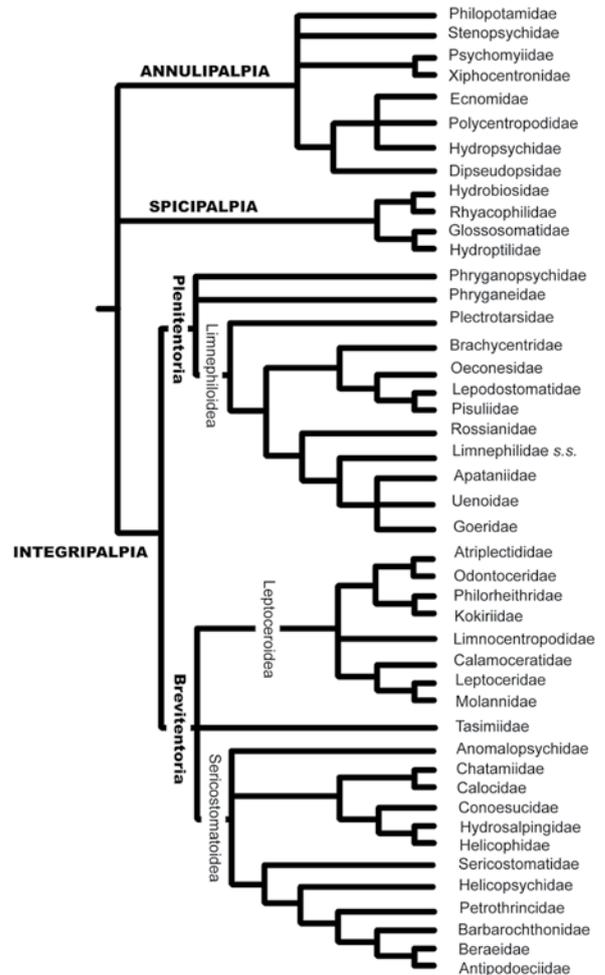


Figura 3. Cladograma “composto” mostrando as relações filogenéticas das famílias de Trichoptera (modificado de KJER *et al.* 2001; 2002).

pelo desprezo de sinapomorfias (seis, no caso de Annulipalpia (WEAVER & MORSE 1986), incluindo Curvipalpia + Spicipalpia) em favor de uma premissa. Pressuposição esta que gerou apenas uma sinapomorfia (casa das pupas permeáveis e abertas) sustentando a monofilia de Annulipalpia + Integripalpia.

No artigo subsequente, WIGGINS (1992) defendeu a proposta de WIGGINS & WICHARD (1989) com base em uma possível interpretação errônea de WEAVER (1992a). A argumentação do autor centrou-se na importância de novos dados na filogenia de Trichoptera, como permeabilidade da seda e abertura ou não das casas de pupas. WIGGINS (1992) pontua que a sua “filogenia do comportamento de pupação” em Trichoptera não foi diretamente usada como referência para a construção do novo sistema de classificação (relação criticada por WEAVER 1992a), contudo os únicos caracteres que sustentam a hipótese de Spicipalpia monofilético e externo ao clado Annulipalpia + Integripalpia são oriundos da base de dados que gerou a “filogenia do comportamento de pupação”, portanto, é difícil aceitar a argumentação que tenta separar a “filogenia do comportamento de pupação” da filogenia do táxon. Outro fator negativo na proposta de WIGGINS & WICHARD (1989), mas não defendido em WIGGINS (1992), é redução da parcimônia global da topologia resultante de um processo de polarização *a priori* de alguns poucos caracteres.

WEAVER (1992b), por sua vez, volta a destacar o quanto um cenário evolutivo pode onerar os resultados filogenéticos. Ainda é pontuada a necessidade de uma maior precisão metodológica, quanto aos princípios hennigianos, no que tange tanto a inferência de relações de parentesco como a utilização da metodologia cladística.

Adição de novos dados sobre pupação ou novas interpretações para dados anteriormente propostos foram feitas

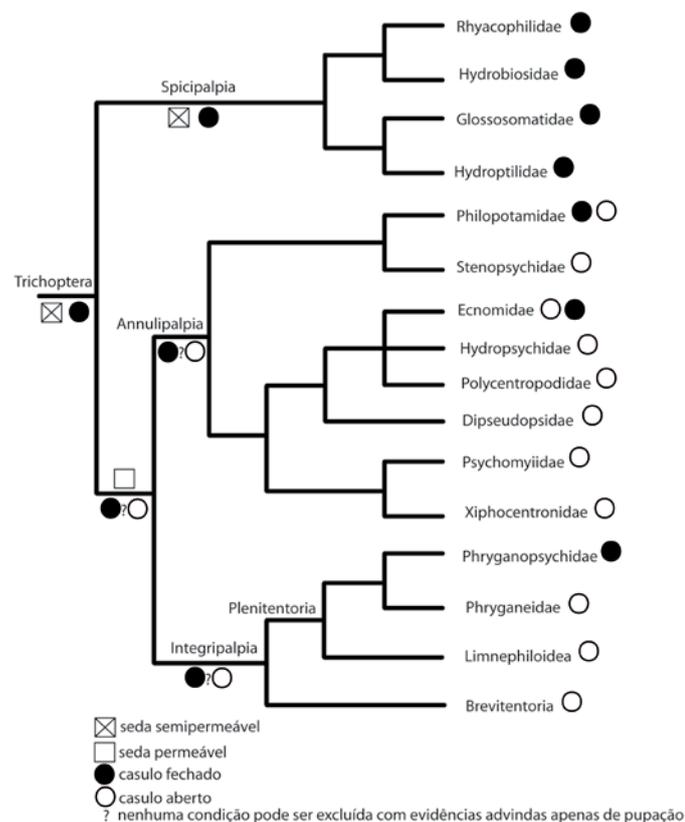


Figura 4. Filogenia dos grandes clados de Trichoptera (modificada de WEAVER & MORSE 1986) com as informações de comportamento de construção de casas/retiros como descritas por WIGGINS & WICHARD (1989).

por WICHARD *et al.* (1997). Este trabalho adicionou uma raiz ao cenário anteriormente proposto (WIGGINS & WICHARD 1989), dando assim, uma polarização para os caracteres de pupação, contudo como apenas estes foram levados em consideração, ou seja, não houve uma reanálise de toda a matriz de dados incluindo os novos caracteres, a hipótese pode ser a menos parcimoniosa (ruído na parcimônia global).

WICHARD *et al.* (1997) recolocam que a fina estrutura da parede da casa pupal (casa pupal semipermeável), o fluido da casa e o ambiente aquático formam uma interação funcional nova para Amphiesmenoptera e que possibilitou a colonização do ambiente aquático pelos Trichoptera. Os membros de Spicipalpia

(WICHARD 1991) apresentam os caracteres acima, descritos como provavelmente pertencentes ao ancestral hipotético de Trichoptera, e, portanto, seriam ou um grupo monofilético irmão de Integripalpia + Annulipalpia ou um grupo parafilético com alguns táxons membros próximos de Integripalpia e outros relacionados ao clado Annulipalpia (Figura 5). Apesar de mostrar duas hipóteses, os autores advogam em favor de uma classificação com três subordens (como sugerido por WIGGINS & WICHARD 1989), conclusão esta que não pode ser apenas abstraída dos dados levantados.

Distanciando-se da polarização de idéias supracitada, IVANOV (1997) ao discutir a monofilia de Rhyacophiloidea, de certa forma, iluminou algumas das controvérsias da filogenia de Trichoptera. A resolução do impasse poderia ser feita, segundo este autor, pela inclusão de Rhyacophilidae e Hydrobiosidae em Annulipalpia e de Glossosomatidae e Hydroptilidae em Integripalpia. A nova configuração de Annulipalpia (incluso Rhyacophilidae e Hydrobiosidae) formaria um clado sustentado por quatro sinapomorfias, enquanto a nova composição de Integripalpia (incluso Glossosomatidae e Hydroptilidae) seria baseada em oito sinapomorfias (IVANOV, 1997). Em síntese, a proposta divide Rhyacophiloidea/Spicipalpia em dois ramos relacionados às duas grandes linhagens (subordens) de Trichoptera.

FRANIA & WIGGINS (1997) construíram uma grande base de dados etológicos e morfológicos, totalizando 70 caracteres de larvas e adultos. As análises providenciaram suporte para a monofilia de Annulipalpia s. s. e Integripalpia s. s., além da posição basal das famílias de Spicipalpia (Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae e Hydroptilidae), sendo que a monofilia de Spicipalpia ou a inclusão desta em Annulipalpia não tiveram nenhum suporte nas análises. Apesar dessas conclusões os autores mantêm a proposta de um sistema classificatório para os Trichoptera pautado em três subordens: Annulipalpia, Integripalpia e Spicipalpia (“reconhecendo que Spicipalpia pode não ser um grupo monofilético”). A análise do trabalho de FRANIA & WIGGINS (1997) remete a discussão metodológica, visto que há ruídos resultantes provavelmente tanto da atribuição de estados plesiomórficos para os estados de caracteres que não existiam no grupo-externo, ao invés de informação ausente ou inaplicável, como da opção de ordenamento *a priori* dos demais caracteres.

Diante do quadro exposto, da ausência de consenso quanto às relações dos grandes clados (subordens) de Trichoptera, MORSE (1997) sintetizou todas as propostas filogenéticas até então na tentativa de organizar a discussão. As conclusões de

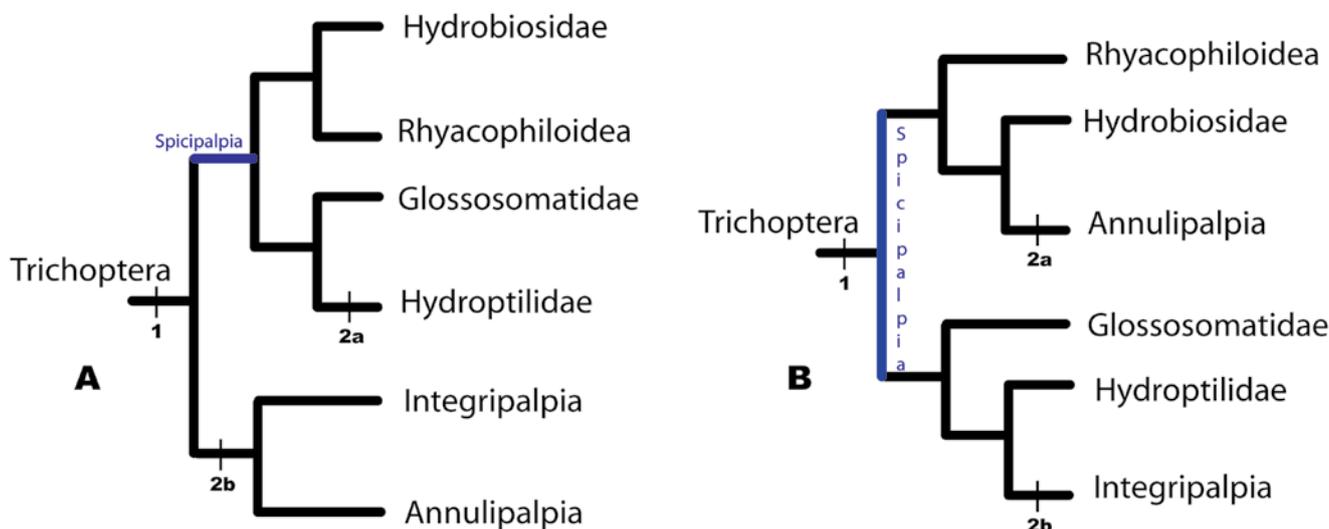


Figura 5. Duas hipóteses levantadas por WICHARD *et al.* (1997) para relação dos membros de Spicipalpia. A. Considerando Annulipalpia como grupo-irmão de Integripalpia. B. Considerando Hydroptilidae como grupo-irmão de Integripalpia. Caracteres analisados: 1. pupação aquática com casulo semipermeável, com necessidade de viver em ambiente lótico e frio (caráter 3 de WICHARD *et al.* 1997), 2. pupação aquática com casa permeável, a e b: derivado duas vezes (caráter 4 de WICHARD *et al.* 1997).

MORSE (1997) não ultrapassaram, porém, as premissas da metodologia cladística, enfatizando a importância de apenas grupos monofiléticos serem aceitos. Desta forma, os resultados ponderaram a favor das propostas de Weaver e colaboradores. O que pode ser considerado congruente com os resultados obtidos por FRANIA & WIGGINS (1997), que apontaram para um sistema de duas subordens monofiléticas e uma terceira parafilética, apesar dos autores não interpretarem tais resultados na elaboração da classificação.

Apesar da amostragem taxonômica concentrada em Integripalpia, STUART & CURRIE (2001) concluíram com base em análise de caracteres resultantes do comportamento de construção de casas, que tais dados são informativos apenas para agrupamento de gêneros dentro das famílias, contudo pouco tem a dizer sobre as relações entre as famílias. Assim, os dados de comportamento inseridos da base de dados de Trichoptera apenas contribuíram para fortalecer alguns agrupamentos dentro de algumas famílias de Integripalpia.

Uma topologia que possibilita a visualização das relações entre as famílias foi construída por KJER *et al.* (2001, 2002) a partir de uma análise de novos dados somados aos de outros

trabalhos. O cladograma “composto” utiliza WEAVER (1983, 1984) e WEAVER & MALICK (1994) para as famílias de Annulipalpia, WEAVER (1983, 1984) para as famílias de Spicipalpia, GALL (1994, 1997) para os táxons de Plenitentoria, WEAVER (1983) e WEAVER & MORSE (1986) para os Leptoceroidea, e DE MOOR (1993) para as famílias de Sericostomatoidea (Figura 3).

KJER *et al.* (2001) inauguraram a fase da inserção de dados moleculares nas matrizes de caracteres para resgatar a história evolutiva dos Trichoptera, além de análises mais rigorosas metodologicamente, na tentativa de dissolver as controvérsias entre as relações dos grandes clados da ordem. Esses autores reanalisaram a matriz de dados morfológicos de FRANIA & WIGGINS (1997), adicionando ainda dados de fragmentos seqüenciados de RNAr (1078 nucleotídeos: D1, D3, V4-5); fator de alongação do gene 1 α (EF-1 α , 1098 nucleotídeos); um fragmento de citocromo oxidase I (COL, 441 nucleotídeos). As análises indicaram Annulipalpia como subordem mais basal em relação ao clado formado por Integripalpia + Spicipalpia, mas tal configuração tem pouco suporte na análise de parcimônia com pesagem igual dos caracteres, sendo mais robusta nas análises que utilizaram métodos de pesagens *a posteriori* dos caracteres,

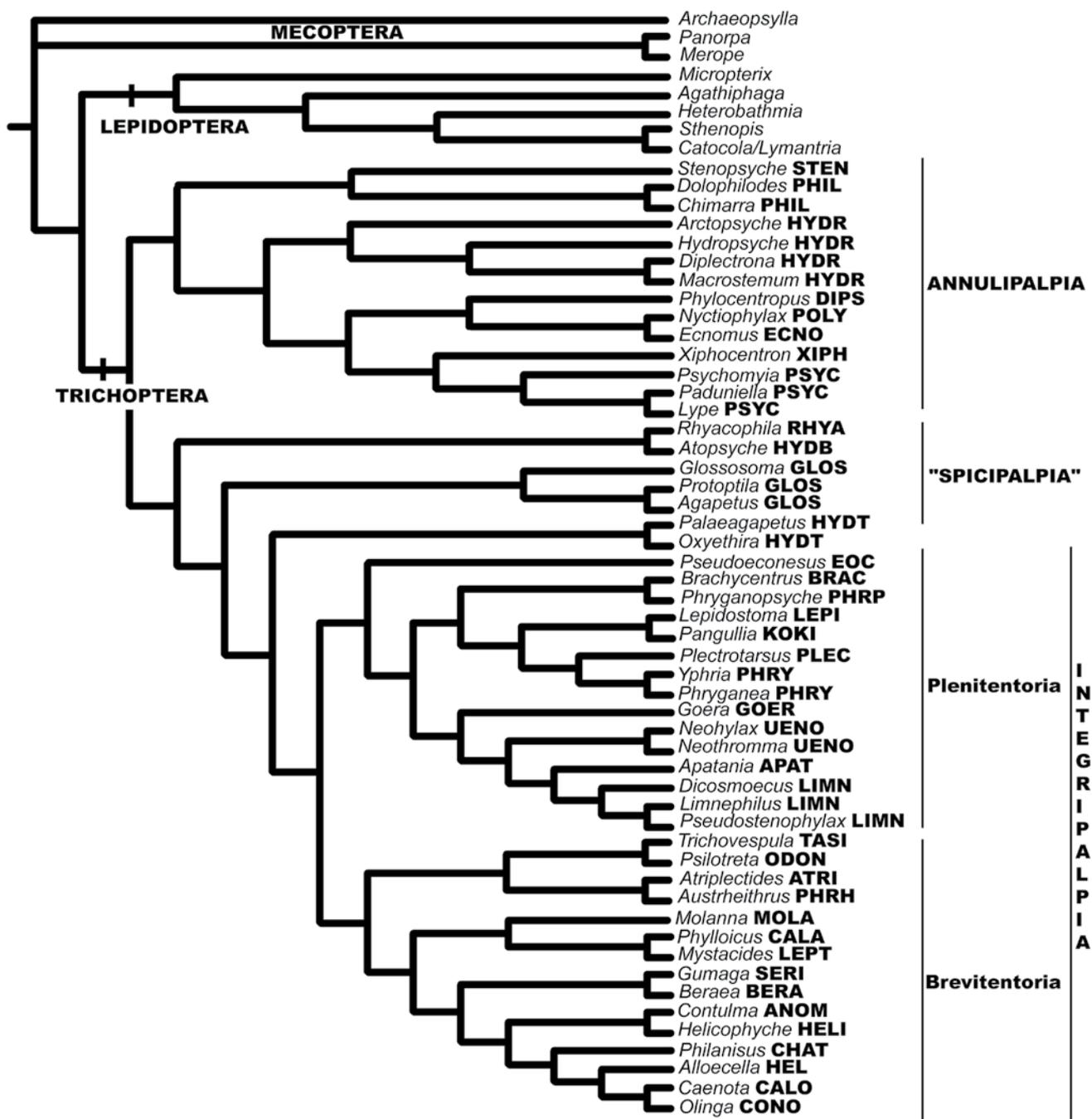


Figura 6. Topologia resultante da análise combinada de dados moleculares e morfológicos com pesagem igual dos caracteres (KJER *et al.* 2001).

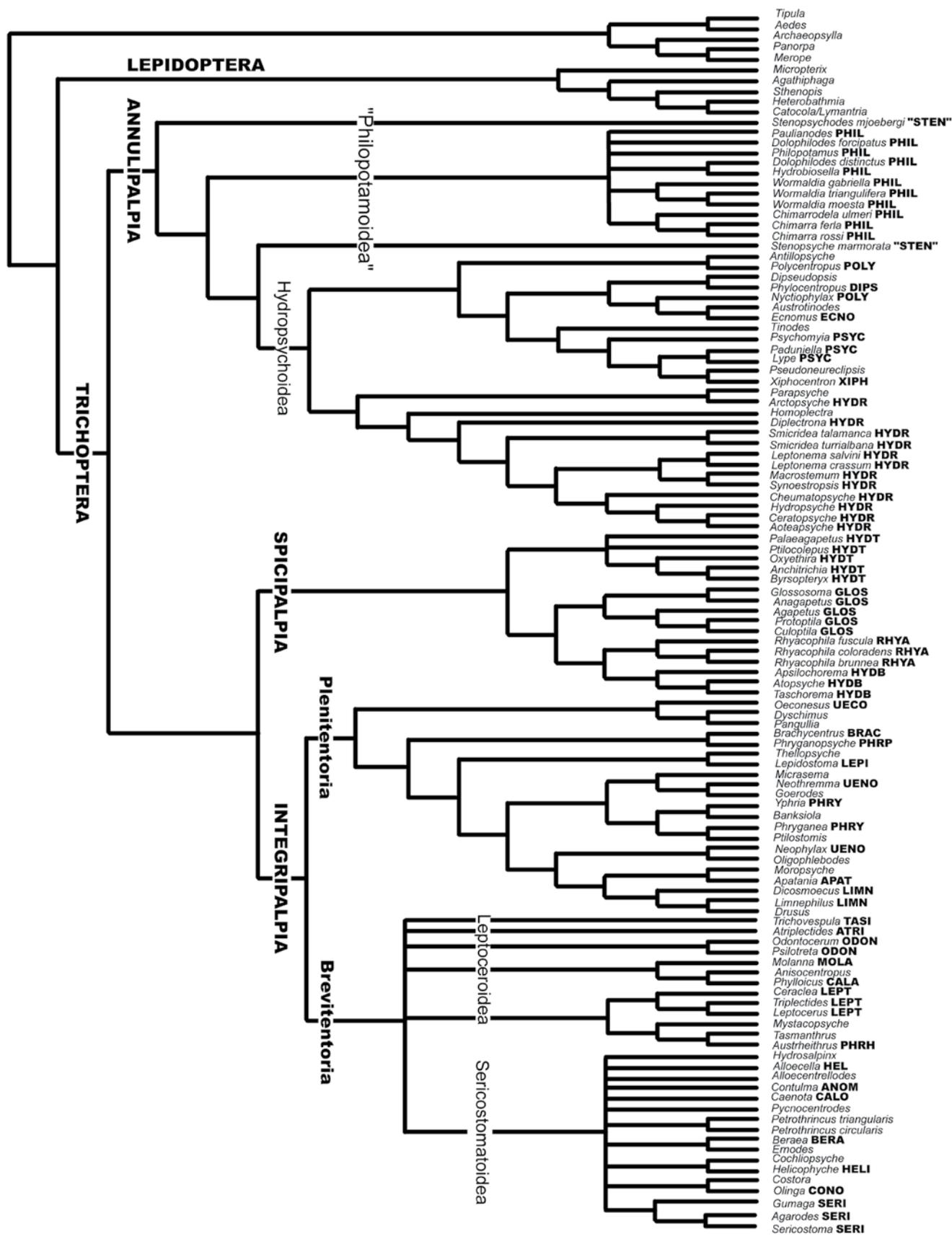


Figura 7. Consenso estrito de 24 topologias obtidas da análise combinada de dados morfológicos e moleculares envolvendo o total de 117 táxons (KJER et al. 2002).

análises combinadas dos dados e de máxima verossimilhança. A monofilia de Spicipalpia não é sustentada pela análise, apesar de ser uma possibilidade aparente (politomia), enquanto que Integripalpia e Annulipalpia apresentam-se como grupos monofiléticos com alto suporte nas diferentes análises (KJER et al. 2001) (Figura 6).

KJER et al. (2002) reconstruem a filogenia de Trichoptera por meio de uma análise combinada de dados morfológicos (extraídos e reinterpretados de FRANIA & WIGGINS 1997) e moleculares (rRNA D1, D3 e V4-5), expandindo a amostragem taxonômica em relação a KJER et al. (2001). Os resultados estão descritos em dois cladogramas, o primeiro é um consenso estrito

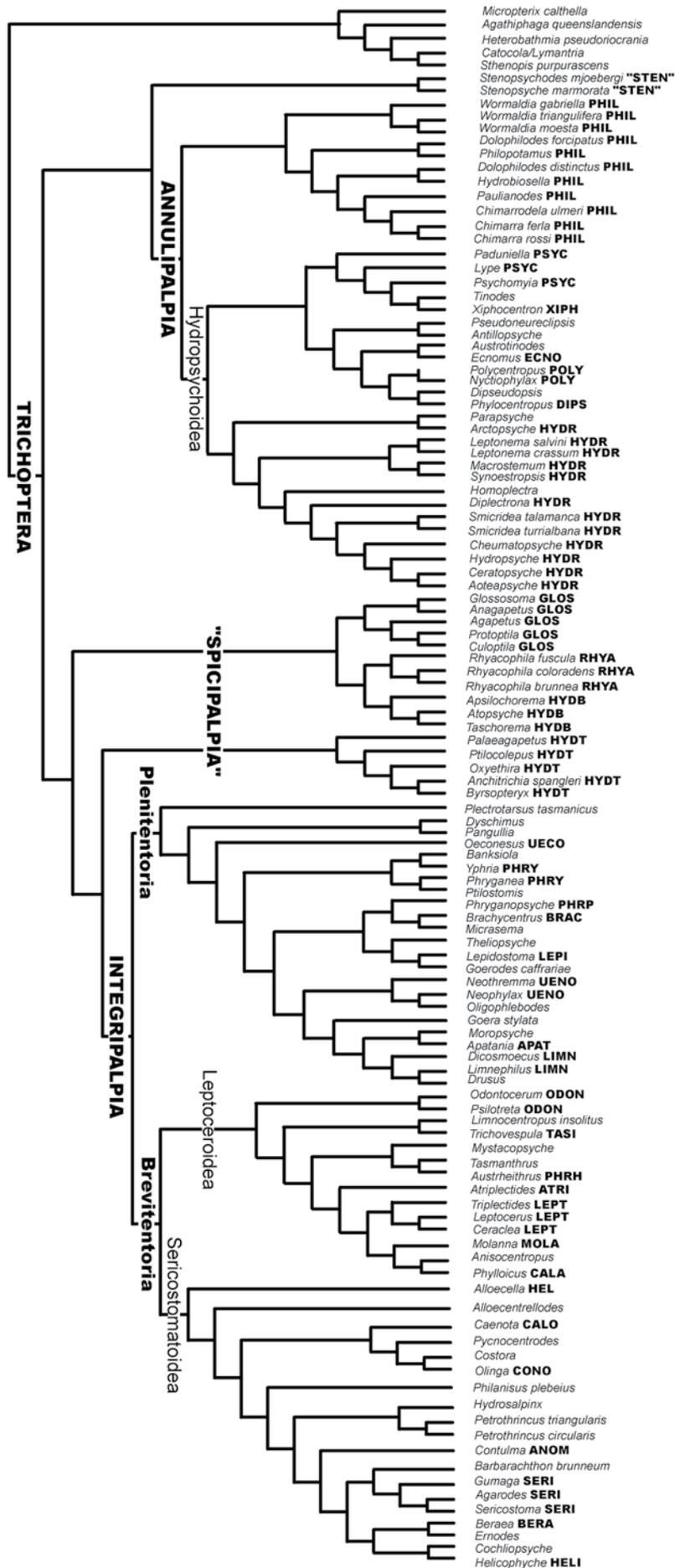


Figura 8. Cladograma resultante da análise combinada de dados morfológicos e moleculares com adição de cinco famílias, usando critério de parcimônia e pesagem diferencial dos caracteres (KJER *et al.* 2002).

(comprimento de 8637) de 24 topologias obtidas da análise de 117 táxons (Figura 7) e o segundo um diagrama resultante da análise de parcimônia com pesagem diferencial (Figura 8).

A análise de KJER *et al.* (2002), apesar de usar dados morfológicos provenientes de FRANIA & WIGGINS (1997), não incorre nas mesmas premissas metodológicas de ordenamento a priori dos caracteres nem na atribuição de estados plesiomórficos para os estados de caracteres que não existem no grupo-externo.

No consenso estrito da análise combinada (excluindo aminoácidos COI e nucleotídeos do EF-1 α), os clados Annulipalpia, Integripalpia e Spicipalpia são agrupamentos monofiléticos, sendo que o clado Spicipalpia tem baixo suporte. Com a adição de cinco famílias, não houve mudanças significativas na relação entre os grandes clados, mas apenas na resolução em níveis mais refinados da filogenia. Os resultados de KJER *et al.* (2002) apontaram para Annulipalpia como a subordem mais basal, enquanto Spicipalpia e Integripalpia formam um clado monofilético. A monofilia de Spicipalpia apesar de não ser consistentemente suportada, é uma possibilidade que emerge das análises.

Com a base de dados aumentada, 44 das 45 famílias de Trichoptera e quatro classes de dados (RNAr, EF-1 α , COI e morfologia), HOLZENTHAL *et al.* (2007a) publicaram uma atualização da filogenia de Trichoptera. Além de análises utilizando parcimônia e pesagem diferencial dos caracteres, eles também utilizaram métodos bayesianos e obtiveram resultados bastante congruentes com os seus trabalhos anteriores (*e.g.* KJER *et al.* 2001, 2002). Em síntese, clados como Annulipalpia, Integripalpia, Plenitentoria, Brevitentoria e Sericostomatoidea foram redescobertos como monofiléticos, enquanto que Spicipalpia foi novamente apresentado como parafilético e irmão de Integripalpia, como em outras hipóteses (*e.g.* ROSS 1967, KJER *et al.* 2001).

A situação atual do conhecimento acerca da filogenia e, conseqüentemente, da classificação dos Trichoptera revela uma controvérsia tanto na composição das subordens como na relação filogenética entre elas. Podemos, contudo, verificar a estabilidade do clado Integripalpia quanto a sua composição, o que não acontece com Annulipalpia, visto que em algumas hipóteses este clado apresenta as famílias de Spicipalpia (Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae e Hydroptilidae) inclusas e em outras não. No caso de Spicipalpia, as dúvidas estão tanto na monofilia do mesmo, quanto no posicionamento de seus membros na filogenia de Trichoptera, conseqüentemente o status de infraordem (sensu WEAVER 1984) ou subordem (sensu WIGGINS & WICHARD 1989) é completamente duvidoso. Assim, podemos considerar que das três subordens recentes de Trichoptera, apenas Integripalpia (sustentado por WEAVER 1984, WIGGINS & WICHARD 1989, IVANOV 1997, FRANIA & WIGGINS 1997, KJER *et al.* 2001, 2002, HOLZENTHAL *et al.* 2007a) e Annulipalpia são grupos monofiléticos e, portanto, devem ser considerados táxons válidos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos Drs. Claudio Froehlich (FFCLRP-USP), Jorge Nessimian (UFRJ), Henrique Paprocki (PUC-Minas), Pitágoras Bispo (UNESP) e Dalton Amorim (FFCLRP-USP) pela leitura atenciosa do texto que gerou este artigo, ao Dr. William Rodrigues por estimular esta publicação. Também sou grato ao CNPQ e a FAPESP pelo apoio financeiro. Por fim, agradeço aos revisores anônimos que fizeram correções e sugestões bastante pertinentes.

REFERÊNCIAS

Calor, A.R. 2007. Trichoptera. In: Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo. Froehlich, C.G. (org.). Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline> [18 de junho de 2008].

- Carpenter, J.M. 1988. Choosing among equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4: 291–296.
- De Moor, F.C. 1993. A cladistic analysis of character states in twelve families here considered as belonging to the Sericostomatoidea. *Annals of the Cape Provincial Museums (Natural History)*, 18:347–352.
- Eskov, K. Yu. & I.D. Sukatcheva. 1997. Geographical distribution of the Paleozoic and Mesozoic caddisflies (Insecta: Trichoptera). p. 95–98. In: *Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera*. Hozenthal, R.W. & O.S. Flint Jr. (Eds.) Columbus, Ohio, USA: Ohio Biological Survey. 496 p.
- Flint, O.S.Jr., R.W. Holzenthal, & S.C. Harris. 1999. *Catalog of the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera)*. Ohio Biological Survey, Columbus. 239 p.
- Frانيا, H.E. & G.B. Wiggins. 1997. Analysis of morphological and behavioural evidence for the phylogeny and higher classification of Trichoptera (Insecta). *Royal Ontario Museum, Life Sciences Contribution*, 160: 1–67.
- Gall, W.K. 1994. *Phylogenetic studies in the Limnephilidae with a revision of the World genera of Goeridae (Trichoptera)*. Ph.D. Dissertation, University of Toronto, Toronto, 140 p.
- Gall, W.K. 1997. Biogeographic and ecologic relationships in the Plenitentoria (Trichoptera). In: *Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera*. Holzenthal, R.W. & O.S. Flint Jr. (Eds.) Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio, 109–116.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentral Verlag, Berlin. 370 p.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Chicago. 263 p.
- Hennig, W. 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Seckenberg-Büch. 49: 1–436.
- Hennig, W. 1981. *Insect phylogeny* (traduzido para o inglês por Pont, A.C. & D. Schlee). Wiley, New York. 439 p.
- Holzenthal, R.W., R.J. Blahnik, A.L. Prather & K.M. Kjer. 2007a. An update on the phylogeny of caddisflies (Trichoptera). In: *Proceedings of the 12th International Symposium on Trichoptera*. Bueno-Soria, J., R. Barba-Álvarez & B. Armitage (Eds.). The Caddis Press, 143–153.
- Holzenthal, R.W., R.J. Blahnik, A.L. Prather & K.M. Kjer. 2007b. *Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies*. *Zootaxa*, 1668: 639–698.
- Ivanov, V.D. 1997. Rhyacophiloidea: a paraphyletic taxon. In: *Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera*. Hozenthal, R.W. & O.S. Flint Jr. (Eds.). Columbus, Ohio, USA: Ohio Biological Survey. 496 p.
- Kjer, K.M. 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic Biology*, 53: 506–514.
- Kjer, K.M., R.J. Blahnik & R.W. Holzenthal. 2001. Phylogeny of Trichoptera (Caddisflies): characterization of signal and noise within multiple datasets. *Systematic Biology*, 50: 781–816.
- Kjer, K.M., R.J. Blahnik & R.W. Holzenthal. 2002. Phylogeny of caddisflies (Insecta, Trichoptera). *Zoologica Scripta*, 31: 83–91.
- Kristensen, N.P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia*, 10: 141–191.
- Kristensen, N.P. 1991. Phylogeny of extant hexapods. In: *The Insects of Australia*. C.S.I.R.O. (Ed.). Cornell University Press, Ithaca, 125–140.
- Lepneva, S.G. 1966. Larvae and pupae of Integripalpia, Trichoptera. In: *Fauna of the U.S.S.R.*, Vol. 2, No. 1, Ed. Zoological Institute of the Academia of Sciences of the U.S.S.R., Moskova-Leningrad, New Series, 88: 1–559. (em russo; traduzido para o inglês por Israel Program for Scientific Translations, 1971, Jerusalem).
- Martynov, A.V. 1924. Caddisflies (Trichoptera). In: *Practical Entomology*, Vol. 5. Ed. N. N. Bogdanova-Kat'kova. 384 p.
- Milne, M.J. & L.J. Milne. 1939. Evolutionary trends in caddis worm case construction. *Annals of the Entomological Society of America*, 32: 533–542.

- Morse, J.C. 1981. A Phylogeny and Classification of Family Group Taxa of Leptoceridae (Trichoptera). In: Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera. Moretti G.P. (Ed.). W. Junk, The Hague: Series Entomologica 20.
- Morse, J.C. 1997. Phylogeny of Trichoptera. Annual Review of Entomology, 42: 427–50.
- Neboiss, A. 1991. Trichoptera. p. 787–816. In: The Insects of Australia: A Textbook for Students and Researchs Workers. 2nd ed. 2 Vol. I.D. Nauman, P.B. Carne, J.F. Laurence, E.S. Nielsen & J.P. Spradbury (Eds.). Ithaca, NY: Cornell Univ. Press. 1137 p.
- Rosenberg, D.M. & V.H. Resh. (Eds.) 1993. Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. Chapman and Hall. New York. 488 p.
- Ross, H.H. 1956. Evolution and Classification of the Mountain Caddisflies. University of Illinois Press, Urbana. 213 p.
- Ross, H.H. 1967. The evolution and the past dispersal of the Trichoptera. Annual Review of Entomology, 12: 169–206.
- Schmid, F. 1980. Les Insectes et Arachnides du Canada, Partie 7: Genera des Trichoptères du Canada et des États Adjacents. Agriculture Canada, Ottawa.
- Stuart, A.E. & D.C. Currie. 2001: Using caddisfly (Trichoptera) case-building behaviour in higher level phylogeny reconstruction. Canadian Journal of Zoology, 79: 1842–1854.
- Tillyard, R.J. 1935. The evolution of the scorpion-flies and their derivatives (Order Mecoptera). Annals of the Entomological Society of America, 28: 1–45.
- Ulmer, G. 1912. Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins. Beiträge zur Naturkundlichen Preussen, 10: 1–380.
- Ulmer, G. 1957. Köcherfliegen (Trichopteren) von den Sunda-Inseln. Teil III. Larven und Puppen der Annulipalpia. Archiv für Hydrobiologie, Supplement, 23: 109–470.
- Weaver, J.S.III. 1983. The evolution and classification of Trichoptera, with a revision of the Lepidostomatidae and a North American synopsis of this family. Ph.D. dissertation, Clemson University. Clemson, South Carolina, USA.
- Weaver, J.S.III. 1984. The evolution and classification of Trichoptera, Part I: the Groundplan of Trichoptera. In: Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera. J.C. Morse (Ed.). Junk, Series Entomologica 30: 413–419.
- Weaver, J.S.III. 1992a. Remarks on the evolution of Trichoptera: a critique of Wiggins and Wichard's classification. Cladistics, 8: 171–80.
- Weaver, J.S.III. 1992b. Further remarks on the evolution of Trichoptera: a reply to Wiggins. Cladistics, 8: 187–90.
- Weaver, J.S.III. & J.C. Morse. 1986. Evolution of feeding and case-making behavior in Trichoptera. Journal of the North American Benthological Society, 5: 150–158.
- WEAVER, J.S.III & MALICK, H. 1994. The genus *Dipseudopsis* Walker from Asia (Trichoptera: Dipseudopsidae). Tijdschrift voor Entomologie, 137: 95–142.
- Wheeler, W.C., M.F. Whiting, Q.D. Wheeler & J.M. Carpenter. 2001. The phylogeny of extant insect orders. Cladistics, 17: 113–169.
- Wichard, W. 1991. The evolutionary effect of overcoming osmosis in Trichoptera. In: Proceedings of the 6th International Symposium on Trichoptera. Tomaszewski, C. (Ed.). Adam Mickiewicz University Press, Poznan, Poland, p. 337–342.
- Wichard, W., H.P. Klein & P. Herper. 1997. Pupal cocoon of Amphiesmenoptera (Lepidoptera + Trichoptera) with evolutionary considerations of the Trichoptera. p. 475–480. In: Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera. Hozenal, R.W. & O.S. Flint Jr. (Eds.) Columbus, Ohio, USA: Ohio Biological Survey. 496 p.
- Wiggins, G.B. & W. Wichard. 1989. Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order. Journal of the North American Benthological Society, 8: 260–276.
- Wiggins, G.B. 1992. Comments on the phylogeny of pupation behavior in Trichoptera: a response to Weaver. Cladistics, 8: 181–85.
- Wiggins, G.B. 1996. Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera), 2nd Edition. University of Toronto Press. Toronto. 457 p.

Recebido em: 23/06/2008

Aceito em: 21/11/2008

Como citar este artigo:

Calor, A.R., 2009. Considerações Acerca da Filogenia de Trichoptera Kirby 1813: da Análise dos Dados para as Hipóteses ou dos Cenários para os Dados. EntomoBrasilis, 2(1): 01-10. www.periodico.ebras.bio.br/ojs

